

马铃薯等主要农作物淀粉合成酶的研究进展

刘玉汇^{1,2}, 张俊莲^{1,2}, 王 蒂^{1,2}

(1. 甘肃省作物遗传改良与种质创新重点实验室, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃农业大学农学院, 甘肃 兰州 730070)

摘 要: 文章介绍了马铃薯等主要农作物淀粉合成酶基因的结构、功能及表达调控等方面的研究进展, 为利用基因工程技术调控植物淀粉的含量与特性提供相关信息。

关键词: 淀粉合成酶; 基因; 结构; 功能

淀粉合成酶是一种多型性酶, 定位于叶绿体和淀粉体, 是一个葡萄糖转移酶, 以寡聚糖为前体、ADP-葡萄糖为底物, 通过 -1, 4-糖苷键不断增加寡聚糖的葡萄糖单位, 最终合成以 -1, 4-糖苷键连接的聚糖, 聚糖又将作为淀粉分支酶的底物合成支链淀粉。

淀粉合成酶依据在提取液中与淀粉粒的结合程度, 分为颗粒结合型淀粉合成酶 Granule-bound starch synthase, GBSS) 和可溶性淀粉合成酶 Soluble starch synthase, SSS)。GBSS与淀粉粒紧密结合在一起, 而 SSS与淀粉粒结合程度较弱。GBSS、SSS与淀粉分支酶(SBE)一起催化葡萄糖底物形成直链淀粉(amylose)和支链淀粉(amylopectin)。淀粉合成酶存在多种同工型, 在形成淀粉最终结构的过程中所起的催化作用不尽相同。此外, 它们在细胞学定位、结构组成上也存在差异。根据编码这些同工型基因的 cDNA 和以此推定的氨基酸序列的同源性差异, 将其分为: GBSS、GBSS、SS、SS、SS 等。

1 颗粒结合型淀粉合成酶 GBSS

1.1 GBSS 基因结构及功能

颗粒结合型淀粉合成酶多数时候是指 GBSS

酶。GBSS 是研究最多的一类淀粉合成酶, 我们常提到的 Waxy 蛋白就是禾谷类植物中的这类酶。GBSS 分子量大约在 60 KDa 左右, 自 1990 年 Wang 等从水稻中克隆该基因后, 现已获得了多种植物的 GBSS 基因的克隆。对 GBSS 突变体如禾谷类的 Waxy 突变体^[1]、马铃薯的 Amf 突变体^[2]以及豌豆的 Lam 突变体^[3]的分析表明, 当体内缺乏 GBSS 蛋白时, 合成的淀粉便缺乏直链淀粉; 利用反义 RNA 技术特异性地抑制 GBSS 基因的表达, 降低 GBSS 酶的活性, 结果导致植物体内淀粉中的直链淀粉含量下降, 表明 GBSS 主要负责植物直链淀粉的合成。

马铃薯中 GBSS 基因为单拷贝基因, 它的结构基因长 3 kb, 有 13 个内含子, 其中第一内含子在不翻译的前导区^[4]。Wang 等^[5]比较水稻、玉米、小麦、大麦的 GBSS 序列, 发现它们与马铃薯一样, 均含有 13 个内含子(intron)和 14 个外显子(exon), 且外显子大小极其相近, 核苷酸序列存在高度同源性, 但内含子大小差异很大, 同源性也较低。从推断的氨基酸序列中发现, GBSS 都含有保守序列 Lys-X-Gly-Leu(KXGGL), 被认为是 GBSS 与底物腺苷二磷酸葡萄糖(ADPG)结合的位点^[6]。

马铃薯 GBSS 基因的前导序列中存在第一内含子, 这与玉米和大麦的 waxy 基因相似。许多植物的第一内含子可增加基因表达量^[7,8], 如水稻第 1 个内含子与 GBSS 的转录后调控有关^[9], 马铃薯块茎中包含前两个内含子的 cDNA 克隆可能与剪接水平上的调控有关^[10]。因此, GBSS 的第一内含子

收稿日期: 2008-02-28

基金项目: 国家 973 计划项目(2006CB708203)。

作者简介: 刘玉汇(1982-), 女, 硕士研究生, 从事植物生物技术研究。

* 通讯作者: zhangjunlian99@yahoo.com.cn

的功能值得做进一步研究。

从氨基酸顺序看, 水稻与玉米的 GBSS 的氨基酸同源率为 88%, 与大麦为 87%, 其差异主要表现在氨基酸末端区^[11]。Klößen 等^[12]在玉米 Wx 蛋白的氨基末端发现一个 72 个氨基酸的转运多肽。对马铃薯的 GBSS 基因结构测序分析表明, 马铃薯 GBSS 是一个 607 个氨基酸的前体蛋白, Mr 为 66575, 氨基末端存在一个 77 个氨基酸的转运多肽^[13]。前体蛋白转运入质体后被加工, 而成为 540 个氨基酸、Mr 为 58 243 的成熟蛋白。氨基末端的差异可能与 GBSS 进入淀粉体的机制不同有关^[13]。

1.2 GBSS 基因调控表达

GBSS 基因的启动子及组织专一性表达方面也有一些研究。玉米中的 GBSS 基因仅在胚乳、花粉、胚囊中表达, 具有很强的专一性。水稻 Wx 基因只在胚乳和花粉中表达, 在胚乳中表达量高于花粉表达量的 50 倍^[14]。马铃薯与玉米、水稻不同, 在不同的组织中均发现 GBSS 表达, 其叶片、悬浮培养物、匍匐茎以及块茎中均检测到不同的表达量, 其中块茎与匍匐茎中最为丰富, 是其在叶片中表达量的 40 倍^[15]。

水稻基因上游序列与报告基因 GUS 的嵌合基因在转基因水稻与转基因矮牵牛中表达的研究表明, GUS 在水稻和矮牵牛中均能表达, 其上游序列约 4 kb 时, 就足以引起 GUS 在胚乳和花粉中专一性表达, 矮牵牛只在花粉中表达。这说明顺式调控因子在单子叶和双子叶植物中调控花粉专一性表达是一致或相似的, 而调控胚乳专一性表达则不同^[16]。马铃薯 0.8 kb 的 GBSS 基因启动子驱动 GUS 基因在匍匐茎和块茎中高表达, 比叶片高 125-3350 倍, 在叶、茎和根中表达量低^[15,17]。其中 0.4 kb-GUS 亦表现块茎专一表达, 而且高浓度蔗糖等因素可诱导高水平表达^[18]。但宋东光等^[19-20]认为: 0.4 kb 和 0.8 kb 的 GBSS 启动子并不表现强的块茎专一性, 长 1.6 kb-GBSS 时才开始表现块茎表达的专一性, 长度达 2.9 kb-GBSS 时, 才表现出最强烈的块茎表达专一性, 而且块茎中 GUS 活性基本上都比茎段高出一个数量级以上, 也大大高于植物中公认的高表达启动子-35S 启动子驱动基因表达。

1.3 GBSS 基因结构及功能

非贮藏器官或组织中, 如果皮、叶片、茎和根

中也有淀粉粒, 这些器官中的淀粉粒与贮藏器官中的淀粉粒的理化特性不同。这些组织中, 合成直链或支链淀粉的关键酶是 GBSS, 它以附着或游离方式存在。在小麦种中, 该基因位于 2A、2B 和 2D 染色体上^[21], 与小麦和马铃薯 GBSS 的氨基酸序列的同源性分别为 66% 和 72%。GBSS 蛋白分子量比 GBSS 大, 在 70~100 KDa 之间。目前已从马铃薯块茎^[22]; 豌豆胚^[23]等中克隆了相应的 GBSS 基因。与 GBSS 蛋白氨基酸序列比较分析表明, GBSS 有一个额外的 N 末端区域, 以三个连续的脯氨酸结尾。在功能上 GBSS 与支链淀粉的亲合性更高, 可能参与支链淀粉的合成^[23]。

2 可溶性淀粉合成酶 SSS

2.1 SSS 的同工型种类及功能

可溶性淀粉合成酶由于提取、纯化较为困难, 所以它的研究滞后于 GBSS 和其它淀粉合成相关酶的研究。1993 年, 首次从水稻胚乳中获得控制这类酶合成的基因克隆^[24], 目前, 已从豌豆、马铃薯、玉米等作物以及衣藻中获得了相应的克隆。可溶性淀粉合成酶有许多同工型酶, 如马铃薯块茎中有 SSS₁、SSS₂, SSS₃ 三种, 玉米胚乳中有 SSS_a、SSS_b 两种。研究发现, 每种作物中起主要作用的 SSS 是不相同的, 例如, 豌豆胚中, SSS₁ 是主要的可溶性淀粉合成酶, 60% 的酶活性与它有关^[25]; 马铃薯块茎中相对应的 SSS₁ 占 15% 的活性, 85% 的活性与 SSS₂ 有关^[26], SSS₃ 所占的比例则更小^[26]。

SSS 各类同工型在支链淀粉合成中具有特定的功能。SSS₁ 负责延伸 A 和 B₁ 链, 当达到不适于 SSS₁ 催化的临界链长时, 转由其它 SSS 继续延伸或由 SBE 产生分支^[27]; SSS₂ 为支链淀粉晶体构建所必需, 它负责合成支链淀粉分支簇的主要成分—中等长度的葡聚糖链, 对分支簇内短链 A 和 B₁ 链) 延伸、B₂ 和 B₃ 链合成起明显作用, 促进晶体层的形成, 影响淀粉的晶体模式^[28]; SSS₃ 与 SSS₁

相比, 更倾向于合成长的 B₁ 和 B₂ 链 DP=25-35^[22]。只在一个分支簇内出现的 B 链称 B₁ 链, 连接 2 和 3 个分支簇的 B 链分别称 B₂ 和 B₃ 链。玉米的 SSS_a 与 DP 6-15 Degree of polymerization, DP) 的短链合成有关, SSS_a 参与了 DP>24 的长链合成; 马铃薯 SSS₁ 催化了与 DP 25-35 的长链合成, 而 SSS₂ 在中等长度的支链淀粉合成中起着不能替

代的作用^[22]。

2.2 SSS 同工型的基因结构及表达

已在水稻、小麦、大麦等作物中相继得到 SSS 的基因组序列^[29-31], 其中水稻和大麦为单拷贝。水稻 SSS 的外显子和内含子的组成与 *waxy* 基因不同, 这两个基因的进化属趋异进化, 它们在第 6 染色体上的位置十分靠近, 遗传图距为 5cM^[30]。SSS 的氨基酸序列在不同植物之间差异不大, 表明在进化中较为保守。水稻 SSS 前体包括 N 端 113 个氨基酸的转运肽, 成熟蛋白与水稻 GBSS、E.Coli 糖原合成酶的序列相似性较低, 可是某些区域, 如底物结合位点三者却高度保守, 均包含淀粉合成酶和糖原合成酶的 ADP-葡萄糖结合位点的保守序列: 赖氨酸-X-甘氨酸-甘氨酸^[32]。

小麦 SSS-D1 包含 15 个外显子和 14 个内含子, 结构与水稻 SSS 相似, 其编码的多肽与水稻和马铃薯的 SSS 同源性分别为 81% 和 61%^[29]。大麦 SSS 含 14 个内含子, 内含子的分布与小麦和水稻的 SSS 基因相似^[31]。SSS 在不同植物中表达部位不同。马铃薯 SSS 主要在叶片中表达, 块茎中表达量较小^[33], 小麦 SSS 在发育中早期麦粒的胚乳中特异性表达^[29], 水稻 SSS 则在叶片和未成熟种子中表达^[34]。

SSS 基因在一些植物中已相继被定位和克隆。Li 等^[35]利用 FISH 和 PCR 将小麦 SSS 基因定位在 7 号染色体短臂, 与定位于 6 号染色体短臂的水稻 SSS 基因具共线性。采用图位克隆法从水稻基因组成功分离了控制稻米糊化温度基因 ALK, 分析其为编码 SSS 的同工型酶^[36]。SSS 基因在许多植物中的同源性也较高。如玉米胚乳中存在 SSS a 和 SSS b 两种同工型酶, 包含一个赖氨酸-X-甘氨酸-甘氨酸-亮氨酸 (KXGGL) 共有序列, 与小麦、豌豆和马铃薯的 SSS 基因同源性较高^[37], 但此保守区在水稻的 SSS 中并未发现, 水稻 SSS 的糖基转移结构靠近 C 端。对粗山羊草、大麦和拟南芥的 SSS 基因序列比对后发现, 虽然内含子大小不一, 但内含子-外显子结构却具有保守性, 说明单子叶植物和双子叶植物分化之前淀粉合酶基因就已存在^[36]。

SSS 在贮藏器官内以溶解态和结合态两种形式存在。小麦 SSS 在胚乳发育早期可溶, 中后期专一性地与淀粉粒结合^[38]; SSS 在豌豆胚中溶解

状态和淀粉粒结合状态并存^[39]。SSS 在不同植物中表达部位存在差异, 在小麦叶片、小花和胚乳中均可检测到 mRNA, 其中叶片和发育中后期麦粒表达量较高^[39]; SSS 基因突变对其它淀粉合成酶的活性具有影响, 如玉米突变体 *dull1* (*du1*) 的淀粉结构发生改变是由于缺失两种淀粉合成酶, 即 SSS 和 SBE a。由于 SSS 的 N 端包含两个不同的重复区, 其中一个重复区与淀粉去分支酶 (SDBE) 的一保守区段相同; N 端的 368 个氨基酸又与 SBE a 特异结合, 因此该基因突变可破坏由 SSS、SBE 和 SDBE 构成的酶复合体, 进而影响淀粉的生物合成^[40]。

六倍体小麦胚乳 SSS 基因超过 10 kb, 由 16 个外显子组成, 定位在 1 号染色体上。该基因编码的多肽 N 端具有转运肽, C-端催化结构域中 470 个氨基酸组成特异性结构域, 包括 3 个氨基酸重复类似区。在小麦和玉米中, 转运肽和特异性结构域存在着重复区序列和重复次数有所不同。拟南芥的 SSS 基因除了 N 端外, 外显子结构与小麦 SSS 基因高度保守, 说明单子叶植物和双子叶植物的 SSS 来源于同一原始基因^[41]。马铃薯 SSS 在叶片和块茎的不同发育阶段表达量基本不变^[42], 利用反义 RNA 技术转化马铃薯, 使 SSS 减少, 引起了淀粉结构的改变, 淀粉粒形态发生巨大变化, 共价结合的磷酸基增多。小麦 SSS mRNA 在叶片、小花和早期胚乳均可检测到^[41]。

温度影响淀粉的积累, 过高的温度可能使 SSS 失活, 从而降低淀粉的合成。对温度影响 SSS 活性的研究表明, 该酶的最适温度为 20~25, 温度升高, 酶活性降低, 这种现象 Keeling 称之为“knock-down”^[43]。其它与淀粉合成有关的酶, 如 AGPase, UGPase 和 GBSS 等, 其活性对温度不敏感。因此, SSS 是淀粉合成的温度调节位点, 暗示着在控制贮藏器官淀粉合成方面, SSS 更为重要。

2.3 不同植物来源的 SSS 同工型的相似性比较

氨基酸序列比对发现, 玉米 SSS 蛋白与水稻 SSS 蛋白的相似性高达 75.7%, 但与玉米 *Waxy* 蛋白的相似性只有 16.5%, 与豌豆 SSS 相似性为 24.2%, 与马铃薯 SSS 为 23.5%。玉米 SSS 中一样含有淀粉合成酶的三个共同区域, 第一个共同区域即是含有 KTGGL 或 KSGGL 序列, 推测是 ADPG 结合位点; 第二和第三个共同区域位于玉米 SSS 蛋白的 C-末端, 分别是 C-末端的 SRFEPCGL 序列

和 TGGLRDTV 序列。对 KSGGL 序列到 C- 末端进行氨基酸序列比对, 玉米 SSS 蛋白与水稻 SSS 蛋白则有高达 88% 的序列相似性, 与玉米 Waxy 蛋白的相似性也达 40%, 与豌豆 SSS 相似性达 49%, 与马铃薯 SSS 为 49%, 与马铃薯 SSS 为 34%。玉米 SSS 蛋白与水稻 SSS 蛋白的前导肽有一个共同的 RLQRVL- RRR 序列, 在玉米 SSS 蛋白中位于 N- 末端第 31 位氨基酸残基, 该序列与豌豆 GBSS 成熟蛋白与前导肽的分裂位点 RLNIKQHVR 非常相似, 与马铃薯成熟蛋白与前导肽的分裂位点 RNQRVK 也比较相似^[44]。

不同物种来源的淀粉合成酶相似性最小的区域是成熟蛋白的 N- 端第 40 位氨基酸(CVA ELSREG- PAPER) 到第 72 位的 3 个脯氨酸残基之间的序列, 把 N- 末端到 KSGGL 之间的这段序列称为“可变臂(flexible arm)”。Smith 等^[45]曾预测“可变臂”能够降低淀粉合成酶与淀粉颗粒的结合特性, 使之更易溶, 调节淀粉合成酶对链延长的特异性。另外, “可变臂”可能还与新生肽的折叠有关, 还可能与淀粉合成酶在淀粉粒中的定位及与其它酶(淀粉合成有关酶)的相互作用有关。

[参 考 文 献]

- [1] Tsai C Y. The function of the waxy locus in starch synthase in maize endosperm [J]. *Biochem Genet*, 1974, 11: 83- 96.
- [2] Hoven Kamphermeink J H M. Isolation of an amylose- free starch mutant of the potato (*Solanum tuberosum* L.) *Theor Appl Genet*, 1987, 75: 217- 221.
- [3] Denyer K. The isolation and characterization of novel low- amylose mutants of *Pisum sativum* L [J]. *Plant Cell Environ*, 1995, 18: 1019- 1026.
- [4] Christine Hassan- Hausei, Walter Mayer Hermann Hortner. Detection of the starch modifying gbss- antisense construct in transgenic potatoes [J]. *Z Lebensm Unters Forsch A*. 1998, 206: 83- 87.
- [5] Wang Z Y, Wu Z L, Xing Y Y, et al. Molecular characterization of rice Wx gene [J]. *Science in China (Series B)*, 1992, 35(5): 558.
- [6] 时岩玲, 田纪春. 颗粒结合型淀粉合成酶研究进展 [J]. *麦类作物学报*, 2003, 23(3): 119- 122.
- [7] 姚金保, Sharma R, Jenner C F, 等. 缺失不同 Wx 蛋白对普通小麦直链淀粉含量及淀粉特性的影响 [J]. *麦类作物学报*, 2005, 25(6): 29- 33.
- [8] Vasil V, Clancy M, Ferl R J, et al. Increased gene expression by the first intron of maize shrunken- 1 locus in grass species [J]. *Plant Physiol*, 1989, 91: 1575- 1579.
- [9] Wang Z Y, Zheng F Q, Shen O I, et al. Molecular characterization of rice endosperm is related to the post- transcription regulation of the waxy gene [J]. *Plant Jour*, 1995, 7(4): 613.
- [10] Guo H, Wang X Z, Li H L, et al. Binding characteristics of granule- bound starch synthase (GBSS) with starch in wheat cultivar Chinese Spring [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(2): 322- 326.
- [11] Tirose T, Terao T. A comprehensive expression analysis of the starch synthase gene family in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Planta*, 2004, 220: 9- 16.
- [12] Kløsgen R B, Gierl A, Schwarz- Sommer Z, et al. Molecular analysis of the waxy locus of *Zea mays* [J]. *Mol Gen Genet*, 1986, 203: 237- 244.
- [13] 康国章, 王永华, 郭天财, 等. 植物淀粉合成的调控酶 [J]. *遗传*, 2006, 28(1): 110- 116.
- [14] 孙业盈, 吕彦, 董春林, 等. 水稻 Wx 基因表达调控的研究进展 [J]. *遗传*, 2005, 27(6): 1013- 1019.
- [15] Visser R G F, Flegersberg M, Vander Leij F R, et al. Molecular cloning and partial characterization of the gene for granule- bound starch synthase from a wild type and an amylose- free potato (*Solanum tuberosum* L.) [J]. *Plant Sci*, 1989, 64: 185- 192.
- [16] Hirano H Y, Tabayashi N, Matsumura T, et al. Tissue dependent expression of the rice Wx gene promoter in transgenic rice and petunia [J]. *Plant Cell Physiol*, 1995, 36(1): 37.
- [17] Visser R G F. Inhibition of the expression of the gene for granule- bound starch synthase in potato by antisense constructs [J]. *Mol Gen Genet*, 1991, 225: 289- 296.
- [18] Vander Steege G, Nieboer M, Swaving J, et al. Potato granule- bound starch synthase promoter- controlled GUS expression: Regulation of expression after transient and stable transformation [J]. *Plant Mol Biol*, 1992, 20: 19- 30.
- [19] 宋东光, 黄大庆, 王光清, 等. 不同长度马铃薯 GBSS 基因启动子的块茎专一性表达初报 [J]. *复旦学报*, 1998, 37(4): 559- 563.
- [20] 宋东光, 孙国枫, 单海燕, 等. 马铃薯 GBSS 基因 5' 侧翼区调控作用的研究 [J]. *植物学报*, 1998, 40(9): 796- 802.
- [21] Vrinten P, Land Nakamura T. Wheat granule- bound starch synthase I and II are encoded by separate genes that are expressed in different tissues [J]. *Plant Physiology*, 2000, 122: 255- 263.
- [22] Edwards A, Fullon D C, Hylton C M, et al. A combined reduction in activity of starch synthase II and III of potato has novel effects on the starch of tubers [J]. *Plant J*, 1999, 17: 251- 261.
- [23] Denyer K, Smith A M. The purification and characterization of the two forms of soluble starch synthase from developing pea embryos [J]. *Planta*, 1992, 186: 609- 667.
- [24] Baba T. Identification, cDNA cloning, and gene expression of soluble starch synthase in rice (*Oryza sativa* L.) immature seeds [J]. *Plant Physiol*, 1993, 103: 565- 573.
- [25] Marshall J. Identification of the major starch synthase in the soluble

- fraction of potato tubers [J]. *The Plant Cell*, 1996, 8: 1121-1135.
- [26] Satch H, Nishi A, Yamashita K, et al. Starch-branching enzyme indefficient mutation specifically affects the structure and properties of starch in rice endosperm [J]. *Plant Physiol*, 2003, 133: 1111-1121.
- [27] Commuri P D, Keeling P L. Chain-length specificities of maize starch synthase I enzyme: studies of glucan affinity and catalytic properties [J]. *Plant J*, 2001, 25(5): 475-486.
- [28] Craig J, Liyod J R, Tomlinson K, et al. Mutations in the gene encoding starch synthase II profoundly alter amylopectin structure in pea endosperm [J]. *Plant Cell*, 1998, 10(3): 413-426.
- [29] 姚金保, 姚国才, 杨学明, 等. 糯小麦 Wx 基因的遗传特性 [J]. *麦类作物学报*, 2004, 24(3): 40-42.
- [30] Tanaka K, Ohnishi S, Kishimoto N, et al. Structure organization and chromosomal location of the gene encoding a form of rice soluble starch synthase [J]. *Plant Physiol*, 1995, 108(2): 677-683.
- [31] Gubler F, Li Z Y, Fieg S, et al. Cloning and characterization of a starch synthase I gene (Accession No. AF234 1 63) from barley [J]. *Plant Physiol*, 2000, 122(4): 1459-1464.
- [32] Richard F Tester, John K Arkalas, Xin Qi. Starch composition, fine structure and architecture [J]. *Journal of Cereal Science*, 2004, 39: 151-165.
- [33] Kossmann J, Abel G J W, Springer F, et al. Cloning and functional analysis of a cDNA encoding a starch synthase from potato (*Solanum tuberosum* L) that is predominantly expressed in leaf tissue [J]. *Planta*, 1999, 208(4): 503-511.
- [34] Nakamura Y. Towards a better understanding of the metabolic system for amylopectin biosynthesis in plants: rice endosperm as a model tissue [J]. *Plant Cell Physiology*, 2003, 43: 718-725.
- [35] Li Z, Sun F, Xu S, et al. The structural organization of the gene encoding class II starch synthase of wheat and barley and the evolution of the genes encoding starch synthases in plants [J]. *Funct Integr Genomics*, 2003, 3(1-2): 76-85.
- [36] Gao Z Y, Zeng D L, Cui X, et al. Map-based cloning of the AL gene which controls the gelatinization temperature of rice [J]. *Sci China (Series C)*, 2003, 33(6): 481-487.
- [37] Fisher D K, Gao M, Kim K N, et al. Analysis of the maize (*Zea mays* L) amylose-extender locus reveals that independent genes encode starch branching enzyme IIa and IIb [J]. *Plant Physiol*, 1996, 110(2): 611-619.
- [38] Li Z Y, Chu X S, Mouille G, et al. The localization and expression of the class II starch synthases of wheat [J]. *Plant Physiol*, 1999, 120(4): 1147-1155.
- [39] Edwards A, Marshall J, Denyer K, et al. Evidence that a 77-kilodalton protein from the starch of pea embryos is an isoform of starch synthase that is both soluble and granule bound [J]. *Plant Physiol*, 1996, 112(1): 89-97.
- [40] Jiang H W, Dian W M, Liu F Y, et al. Molecular cloning and expression analysis of three genes encoding starch synthase in rice [J]. *Planta*, 2004, 218: 1062-1070.
- [41] Li Z Y, Mouille G, Kosar Hashemi B, et al. The structure and expression of the wheat starch synthase III gene. Motifs in the expressed gene define the lineage of the starch synthase III gene family [J]. *Plant Physiol*, 2000, 123(2): 613-624.
- [42] Abel G J W, Springer F, Willmitzer L, et al. Cloning and functional analysis of a cDNA encoding a novel 139 kDa starch synthase from potato (*Solanum tuberosum* L) [J]. *Plant J*, 1996, 10(6): 981-991.
- [43] 张海艳, 董树亭, 高荣岐. 植物淀粉研究进展 [J]. *中国粮油学报*, 2006, 21(1): 41-46.
- [44] 张军杰, 黄玉碧. 玉米可溶性淀粉合成酶研究进展 [J]. *玉米科学*, 2006, 14(6): 151-154.
- [45] Smith A M, Denyer K, Martin C. The synthesis of the starch granule [J]. *Plant Mol Biol*, 1997, 48: 67-87.

欢迎订阅《中国马铃薯》杂志

《中国马铃薯》杂志是由东北农业大学和中国作物学会马铃薯专业委员会主办的国内唯一的马铃薯专业科技期刊。它以繁荣我国马铃薯事业为办刊宗旨, 设有学术园地、研究简报、经验交流、综述、病害防治、产业开发、新品种介绍等栏目。

本刊国内外公开发行, 双月刊, 大 16 开本, 每期定价 6.00 元, 全年 36.00 元, 哈尔滨市邮局发行, 全国各地邮局订阅, 邮发代号: 14-167。读者也可直接汇款至编辑部订阅。本刊承揽广告业务, 欢迎各界广为利用。

通讯地址: 东北农业大学《中国马铃薯》编辑部

邮 编: 150030

电 话: 0451-55190003 55190739 (Fax)

中国马铃薯编辑部